Vestnik zoologii, **38**(3): 53–66, 2004

УДК 595.733:591.46

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ЯЙЦЕКЛАДОВ НЕКОТОРЫХ РАВНОКРЫЛЫХ СТРЕКОЗ (ODONATA, ZYGOPTERA)

Н. А. Матушкина

*Национальный университет им. Тараса Шевченко,
ул. Владимирская, 64, Киев, 01033 Украина*

Получено 19 декабря 2002

Сравнительная морфология яйцекладов некоторых равнокрылых стрекоз (Odonata, Zygoptera). Матушкина Н. А. — Исследованы представители пяти семейств Zygoptera: *Bayadera melanopteryx* (Euphaeidae), *Chalcolestes parvidens* (Lestidae), *Heteragrion alienum* (Megapodagrionidae), *Platycnemis pennipes* (Platycnemididae) и *Palaemnema domina* (Platystictidae). Показаны различия в скелетно-мышечной организации полного яйцеклада на уровне семейств. На основе полученных результатов и данных литературы составлена таблица модальностей некоторых морфологических признаков яйцеклада, которая может быть использована в качестве материала для филогенетических построений. Обсуждаются модификации яйцеклада в зависимости от свойств субстратов для откладки яиц.

Ключевые слова: сравнительная морфология, яйцеклад, скелет, мышцы, стрекозы, Odonata.

Comparative Morphology of Ovipositor in Some Damselflies (Odonata, Zygoptera). Matushkina N. A. — Representatives of five Zygoptera families: *Bayadera melanopteryx* (Euphaeidae), *Chalcolestes parvidens* (Lestidae), *Heteragrion alienum* (Megapodagrionidae), *Platycnemis pennipes* (Platycnemididae), *Palaemnema domina* (Platystictidae) were studied. Comparative study was aimed to reveal differences among species of these families. The table of ovipositor characters was compiled based upon the literature data and own results, which can be used for phylogenetic analysis. Possible correlations between ovipositor features and oviposition behaviour are discussed.

Key words: comparative morphology, ovipositor, skeleton, muscles, dragonflies, Odonata.

Введение

Яйцеклад насекомых — это специализированный орган, используемый для откладки яиц либо вторично модифицированный для выполнения других функций, например защиты и нападения у жалоносных перепончатокрылых (Ogawa et al., 1995). Различают 2 типа яйцекладов: настоящий и телескопический (Шванвич, 1949). Настоящий яйцеклад состоит из придатков генитальных сегментов брюшка. Такой тип яйцеклада считают филогенетически первичным (Snodgrass, 1935). Он характерен для первичнобескрылых, а также для трипсов, большинства прямокрылых, стрекоз, перепончатокрылых, многих полужесткокрылых (Шванвич, 1949; Smith, 1969). Телескопический яйцеклад образован модифицированными концевыми сегментами брюшка, которые часто содержат рудименты элементов настоящего яйцеклада. Он свойствен большинству жуков, сетчатокрылых, двукрылых, всем ручейникам и бабочкам (Smith, 1969).

Настоящий яйцеклад является одним из основных объектов сравнительно-морфологических исследований, предпринятых для построения филогенетических схем насекомых (Историческое..., 1980). Его ценность обусловлена возможностью толковать отдельные изменения в строении органа как адаптацию к меняющимся условиям яйцекладного поведения. Особый интерес в этом плане представляют таксоны с широким спектром отличий в строении и механизмах функционирования яйцеклада, например, стрекозы.

Нередуцированный (полный) яйцеклад Odonata образован непарной яйцекладной пластинкой, двумя парами режущих створок (передние и средние), парой кроющих боковых створок и внутренним склеритом (Матушкина, Горб, 1997). Он используется для откладки яиц вовнутрь различных материалов (живые и отмершие растительные ткани, грунт). Полный яйцеклад характерен для представителей подотрядов Zygoptera, Anisozygoptera и семейства Aeshnidae (Anisoptera). У стрекоз с

различными степенями редукции полного яйцеклада откладка яиц происходит без разрезания субстрата, обычно на его поверхности (Corbet, 1999). Такой редуцированный (неполный) яйцеклад свойствен большинству разнокрылых стрекоз (Anisoptera).

Одни из первых описаний строения яйцеклада содержатся в работах Х. В. Ван дер Виля (Weele, 1906) и А. А. Махотина (1929). Вопросы сравнительной морфологии органа впервые были затронуты Р. Дж. Тиллиардом (Tillyard, 1917) и специально рассмотрены С. Асахиной (Asahina, 1954) и Ст. Квентином (Quentin, 1962). В серии работ Г. К. Пфау (Pfau, 1985; 1991) представлены детальные морфофункциональные реконструкции полного и редуцированного яйцекладов трех представителей разнокрылых. Морфологию полного яйцеклада стрекоз изучали преимущественно на примере крупных Anisoptera. Сравнительные исследования строения яйцеклада Zygoptera в основном касались наружной морфологии органа, данные о его мышечном оснащении единичны (Asahina, 1954; Quentin, 1962; Pfau, 1985; Матушкина, Горб, 1997).

Настоящая работа представляет результаты сравнительного исследования скелетно-мышечной организации яйцекладов представителей пяти семейств Zygoptera. На основе полученных результатов и данных литературы составлена таблица модальностей некоторых морфологических признаков, которая может быть использована в качестве материала для филогенетических построений. Обсуждаются модификации яйцеклада в связи с особенностями процесса откладки яиц и свойствами используемых субстратов.

Материал и методы

Для сравнительно-морфологического исследования использовали сухой и фиксированный материал представителей пяти различных семейств Zygoptera: *Bayadera melanopteryx* Ris, 1912 (Euphaeidae) — 1 сухой экземпляр, *Chalcolestes parvidens* (Artobolevsky), 1929 (Lestidae) — 6 сухих и 5 фиксированных экземпляров, *Heteragrion alienum* Williamson, 1919 (Megapodagrionidae) — 2 сухих экземпляра, *Platycnemis pennipes* (Pallas), 1771 (Platycnemididae) — 7 фиксированных экземпляров и *Palaemnema domina* Calvert, 1903 (Platystictidae) — 2 сухих экземпляра. Материал *Ch. parvidens* был собран в окр. с. Пекари (Черкасская обл., Каневский р-н), *P. pennipes* — в Киеве (Голосеевские пруды). Сухие экземпляры других видов были любезно предоставлены Х. Цу (Китай) и Р. Новело-Гутиерресом (Мексика).

Обрабатывали фиксированный материал по стандартной методике (Матушкина, Горб, 1997), сухой материал предварительно вымачивали в жидкости Буэна и спирте в течение нескольких месяцев. Реконструкции мышечной системы проводили на основании серий рисунков.

В описаниях морфологии органа акцент делали на отличия от общей схемы организации яйцеклада, представленной в работе Н. А. Матушкиной и С. Н. Горба (1997).

Условные сокращения: a — медиальный отросток основной яйцекладной пластинки; aAp — антериальный апофиз латеральной створки; b — латеральный отросток основной яйцекладной пластинки; c — передний отросток проксимального края IX сегмента брюшка; Ca — карина латеральной створки; d — задний отросток проксимального края IX сегмента брюшка; Lam — основная яйцекладная пластинка; M–M8 — мышцы яйцеклада; pAp — постериальный апофиз латеральной створки; Pr — вырост внутренних стенок латеральных створок; St — стилюс; V1 — антериальная створка; V2 — медиальная створка; V3 — латеральная створка; VIII–X — сегменты брюшка.

Abbreviations: a — medial processus of the basal plate of the ovipositor; aAp — anterior apophysis of the lateral valvula; b — lateral processus of the basal plate of the ovipositor; c — anterior processus of the proximal margin of the IX abdominal segment; Ca — carina of the lateral valvula; d — posterior processus of the proximal margin of the IX abdominal segment; Lam — basal plate of the ovipositor; M–M8 — ovipositor muscles; pAp — posterior apophysis of the lateral valvula; Pr — processus of lateral valvulae; St — stylus; V1 — anterior valvula; V2 — medial valvula; V3 — lateral valvula; VIII–X — abdominal segments.

Результаты

Bayadera melanopteryx Ris, 1912 (рис. 1, 2)

Яйцеклад длинный, сильно склеротизированный. Выросты внутренних стенок V3 (Pr) выступают за границы X сегмента. Стилюс с округлой голой верхушкой. Карина латеральной створки несет мелкие зубцы и волоски. Элементы внутреннего скелета хорошо развиты. Проксимальный край IX сегмента в среднебоковой части имеет направленный вперед вырост (c). Базальная пластинка яйцеклада имеет пару латеральных отростков (b). Антериальный апофиз латеральных створок сильно развит, в результате чего основания aAp и pAp перекрещиваются. Массивные створки собственно яйцеклада (V1, V2) саблевидно изогнуты. Наружная поверхность дистальной трети V2 покрыта поперечными ребрышками. Небольшой внутренний склерит уплощен с боков, треугольной

формы. Расположение яйцекладных мышц M1–M5 типично для Zygoptera. M6 состоит из двух пучков, которые имеют общую зону прикрепления на основании медиальной створки и разные крепления к латеральной створке: M6.1 — на нижней поверхности aAp, M6.2 — на боковой стенке латеральной створки, ниже pAp. Единственная непарная мышца (M7) связывает правую и левую латеральные створки в районе заднего края aAp. Цельная M8 тянется от внутреннего склерита к стенке латеральной створки и постстерниту IX.

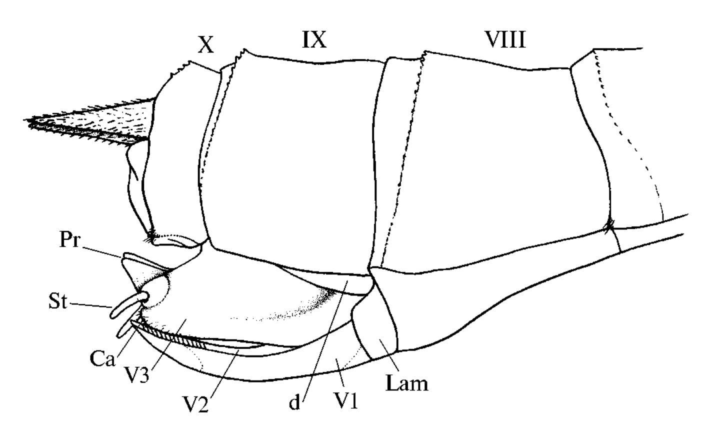


Рис. 1. *B. melanopteryx*, скелет яйцеклада.

Fig. 1. *B. melanopteryx*, skeleton of the ovipositor.

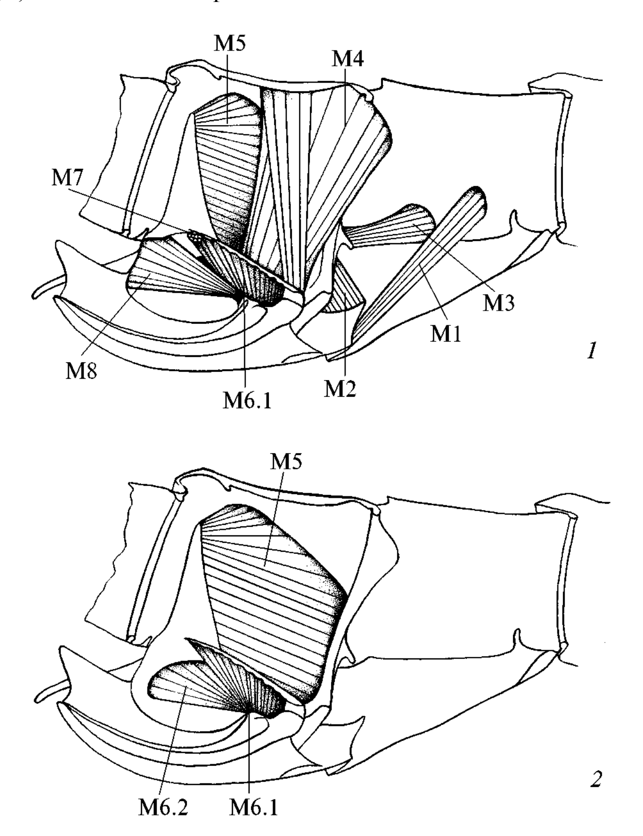


Рис. 2. *B. melanopteryx*, мышцы яйцеклада (вид сбоку): *1* — внутренний слой; *2* — внешний слой.

Fig. 2. *B. melanopteryx*, muscle organization of the ovipositor (lateral aspect): *1* — medial layer; *2* — lateral layer.

Chalcolestes parvidens (Artobolevsky), 1929 (рис. 3, 4)

Верхушка массивного яйцеклада выступает за границы X сегмента брюшка. Выросты внутренних стенок V3 (Pr) удлиненные. Карина латеральной створки состоит из мощных зубцов. Стили палочковидные, их заостренные верхушки окружены у основания кольцом коротких волосков. В эндоскелете яйцеклада наблюдаются отклонения от общего плана строения. Проксимальный край IX сегмента сильно уплощен и расширен в верхне-боковой части. От его среднего

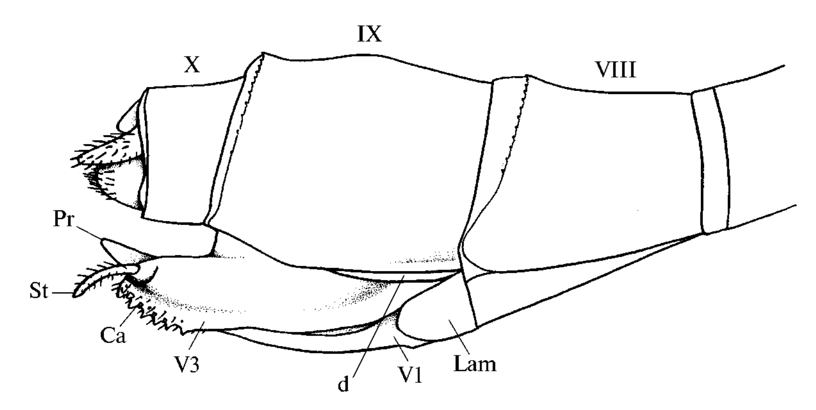


Рис. 3. *Ch. parvidens*, скелет яйцеклада.

Fig. 3. *Ch. parvidens*, skeleton of the ovipositor.

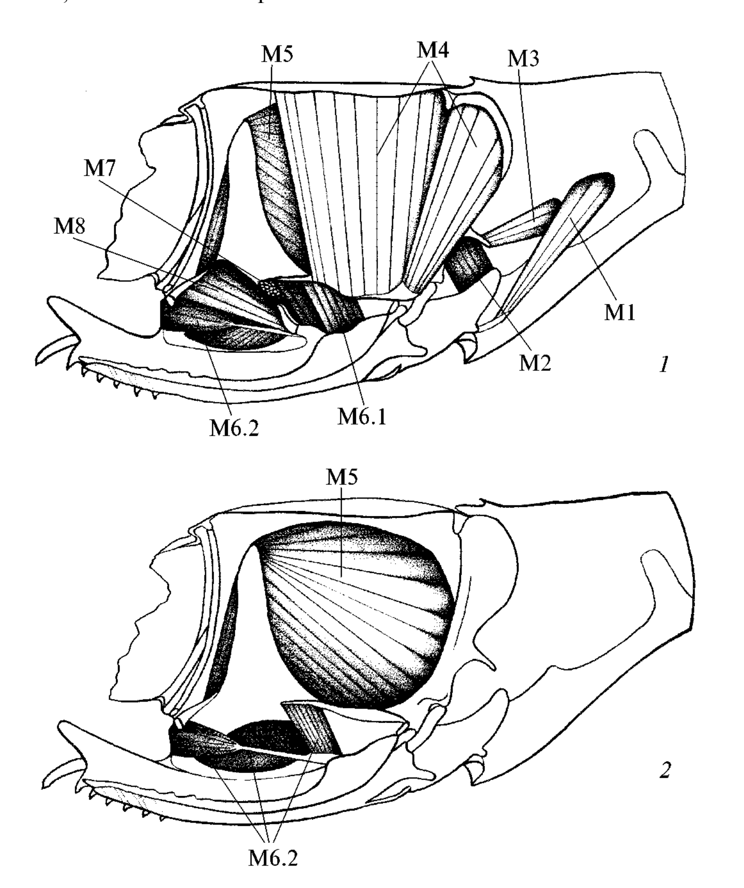


Рис. 4. *Ch. parvidens*, мышцы яйцеклада (вид сбоку): *1* — внутренний слой; *2* — внешний слой.

Fig. 4. *Ch. parvidens*, muscle organization of the ovipositor (lateral aspect): *1* — medial layer; *2* — lateral layer.

участка отходит направленный вперед, слегка согнутый вниз отросток (c). Базальная яйцекладная пластинка вырезана по центру. Она несет парные небольшие медиальные (a) и большие ложковидные латеральные (b) отростки. Створки собственно яйцеклада (V1, V2) почти прямые. Внешняя поверхность дистальной трети обеих створок несет большие зубцы. Основания массивных aAp и pAp перекрещиваются. Внутренний склерит удлиненно-треугольный. Мышечная система отличается значительным развитием всех яйцекладных мышц, в особенности M4 и M5. Расположение M1—M4 типичное для Zygoptera. Начало M5 охватывает верхнебоковую и боковую стенку IX тергита, его проксимальный и вентральный края, а также направленный назад отросток проксимального края этого тергита. M6 состоит из двух пучков (M6.1 и M6.2). Начало M6.1 расположено на нижней поверхности aAp, конец мышцы крепится к утолщенной базальной части V2. Второй пучок (M6.2) разделен на 3 части, которые через длинную мембранозную ленту связаны с латеральным краем основания V2. Начало M6.2 расположено на нижней поверхности aAp, боковой стенке V3 и на постстерните IX. Непарная M7 связывает латеральные створки в районе дистального края aAp. Мышца внутреннего склерита (M8) цельная. Ее начало расположено на постстерните IX и боковой стенке латеральной створки, ниже pAp.

Heteragrion alienum Williamson, 1919 (рис. 5, 6)

Своеобразный по многим морфологическим признакам яйцеклад этой стрекозы характеризуется небольшими размерами. Он имеет хорошо развитые опорные структуры в виде больших и мелких зубцов на карине V3. Едва заметные выросты внутренних стенок V3 (Pr) изогнуты вентрально. Стилюс палочковидный, с шиповидно вытянутой верхушкой. Медиальная поверхность стилюса несет 2 ряда длинных волосков. Карина V3 также покрыта волосками, которые возле стилюса формируют небольшой пучок. Характерной особенностью эндоскелета органа является очень сильное развитие pAp, который при рассмотрении сбоку имеет треугольную форму. Верхушка pAp ложкообразно изогнута. Вся внутренняя и наружная поверхность апофиза служит местом прикрепления мощных мышц. aAp хорошо развит. Базальная пластинка яйцеклада имеет пару латеральных отростков (b). Проксимальный край IX сегмента расширен в верхнебоковой части. V1 и V2 мощные, их основания утолщены. Наружная поверхность V2 несет несколько поперечных ребрышек у верхушки. Сравнительно большой внутренний склерит уплощен дорсовентрально. Мышцы яйцеклада мощные. Места крепления M1—M3 совпадают с описанием, представленным в схеме полного яйцеклада. M4 берет начало на верхнебоковой стенке IX сегмента,

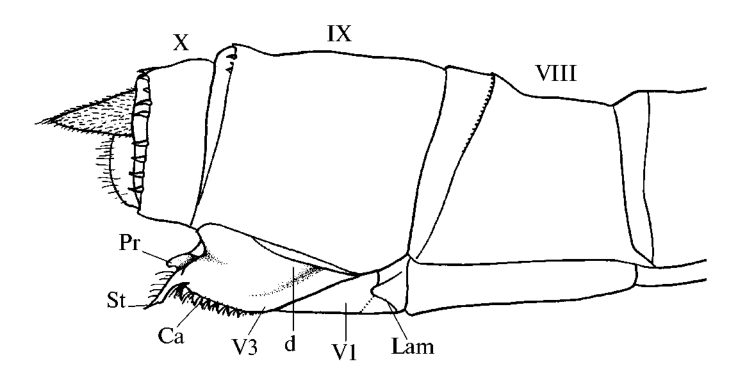


Рис. 5. *H. alienum*, скелет яйцеклада.

Fig. 5. *H. alienum*, skeleton of the ovipositor.

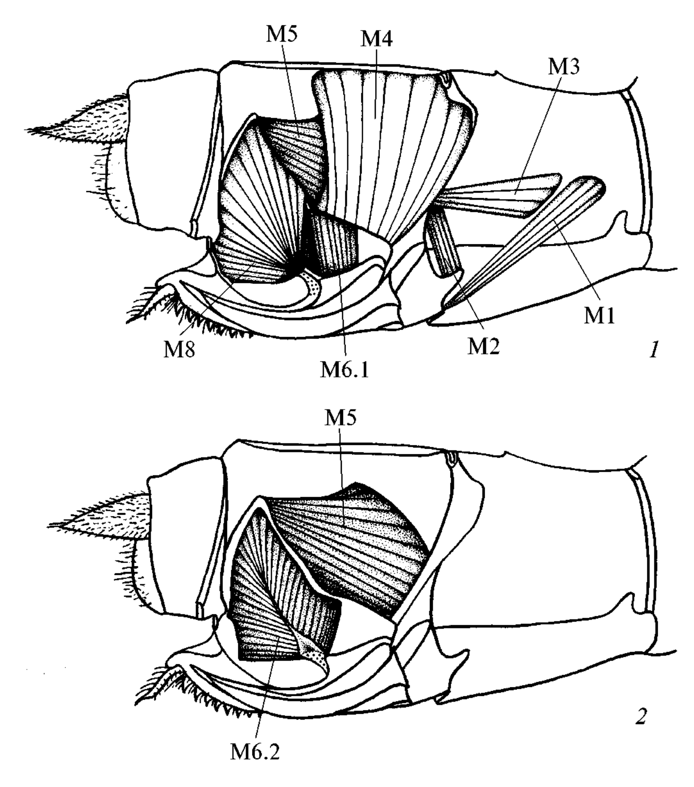


Рис. 6. *H. alienum*, мышцы яйцеклада (вид сбоку): *1* — внутренний слой; *2* — внешний слой.
Fig. 6. *H. alienum*, muscle organization of the ovipositor (lateral aspect): *1* — medial layer; *2* — lateral layer.

на расширении проксимального края этого сегмента и крепится к верхней поверхности aAp. Мышцы, связанные с pAp, хорошо развиты. Начало M5 охватывает боковую стенку IX сегмента, нижнюю часть и направленный назад отросток проксимального края IX сегмента (d). Конец мышцы расположен на наружной поверхности pAp. M6 состоит из двух обособленных пучков: M6.1 связывает основание V2 и нижнюю поверхность aAp, а M6.2 отходит от внутренней поверхности pAp и с помощью мембранозной связки крепится к наружному краю основания V2. Начало мышцы внутреннего склерита (M8) тонкой полосой проходит над M6.2 по контуру pAp и заходит на постстернит IX.

Platycnemis pennipes (Pallas), 1771 (рис. 7)

Яйцеклад не выступает за X сегмент. Конусообразные выросты внутренних стенок V3 (Pr) хорошо выражены, с пучками волосков на верхушках. Опорный кант образован рядами мелких зубчиков на каринах латеральных створок. Карина также несет волоски, которые у основания стилюса значительно длиннее. Стилюс палочковидный, со слегка расширенной округлой верхушкой. Его базальная часть вздута. Проксимальный край IX сегмента имеет небольшие расширения в верхнебоковой части. Базальная пластинка яйцеклада несет только латеральные отростки (b). Створки собственно яйцеклада (V1, V2) саблевидно изогнуты. Дистальная треть V2 и верхушка V1 покрыты поперечными ребрышками. Хорошо развитый внутренний склерит имеет 2 верхних и 2 нижних уплощенных участка, к которым прикреплены мышцы. Места крепления и степень развития M1—M5 типичны для Zygoptera. M6 представлен двумя отдельными пучками: M6.1 связывает нижнюю поверхность aAp и уплощенное основание V2; M6.2 берет начало на боковой стенке V3 и через тонкую мембраноз-

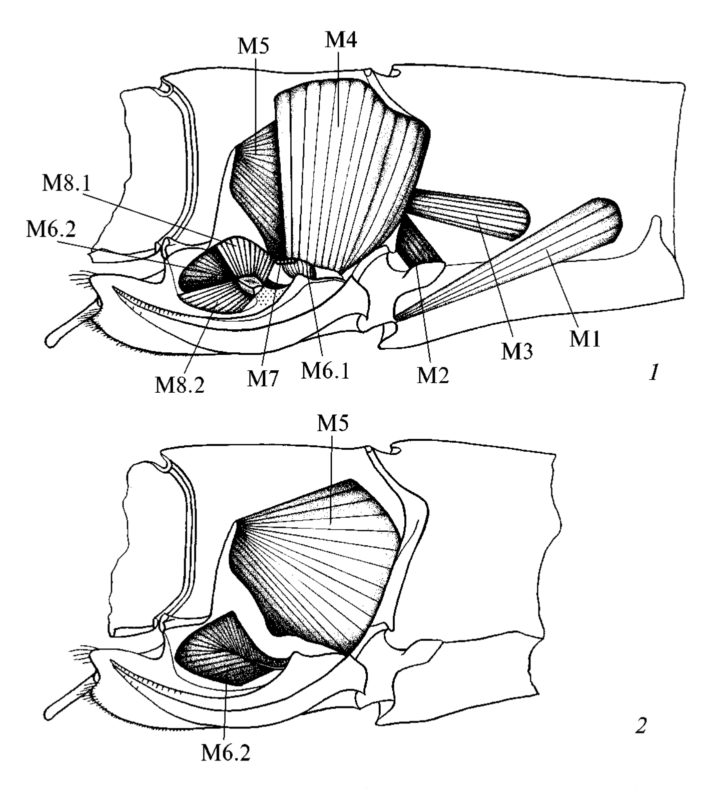


Рис. 7. *P. pennipes*, мышцы яйцеклада (вид сбоку): *1* — внутренний слой; *2* — внешний слой.
Fig. 7. *P. pennipes*, muscle organization of the ovipositor (lateral aspect): *1* — medial layer; *2* — lateral layer.

ную связку крепится к наружному краю основания V2. M7 связывает правую и левую латеральные створки в районе aAp. Мышца внутреннего склерита (M8) состоит из двух пучков: M8.1 тянется от основания pAp, выше M6.2, а M8.2 отходит от боковой стенки латеральной створки, ниже M6.2.

Palaemnema domina Calvert, 1903 (рис. 8, 9)

Яйцеклад сравнительно большой, его кончик выступает за границы X сегмента. Выросты внутренних стенок V3 (Pr) хорошо заметные. Карина V3 несет многочисленные мелкие зубцы и короткие волоски. Стили яйцеклада длинные, палочковидные. Эндоскелет яйцеклада характеризуется наличием хорошо развитого pAp, дистальный край которого значительно утолщен. Проксимальный край IX сегмента в верхнебоковой части расширен. Базальная пластинка с латеральными отростками (b). Створки собственно яйцеклада (V1, V2) длинные, слегка изогнутые. Их наружная поверхность преимущественно гладкая и лишь на протяжении дистальной четверти длины покрыта неглубокими поперечными ребрышками. Внутренний склерит большой, с тремя уплощенными участками на каждой стороне. Своеобразие мышечного оснащения органа проявляется прежде всего в полном разделении M6 на 2 и M8 на 3 пучка. M6.1 начинается на нижней поверхности aAp и заканчивается на утолщенной базальной части V2. M6.2 связан с основанием V2 с помощью широкой мембранозной связки. Начало этого пучка охватывает утолщенный дистальный край pAp, смежные участки V3 и постстернит IX. Парная мышца внутреннего склерита разделена на 3 пучка: M8.1 начинается широкой полоской на основании pAp, выше M6.2; плоский M8.2 тянется к утолщенному краю pAp, а наибольший пучок (M8.3) крепится к латеральной створке, ниже M6.2. M7 не найден.

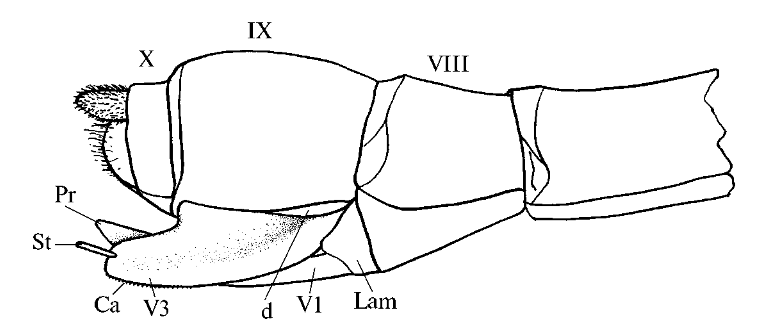


Рис. 8. *P. domina*, скелет яйцеклада.

Fig. 8. *P. domina*, skeleton of the ovipositor.

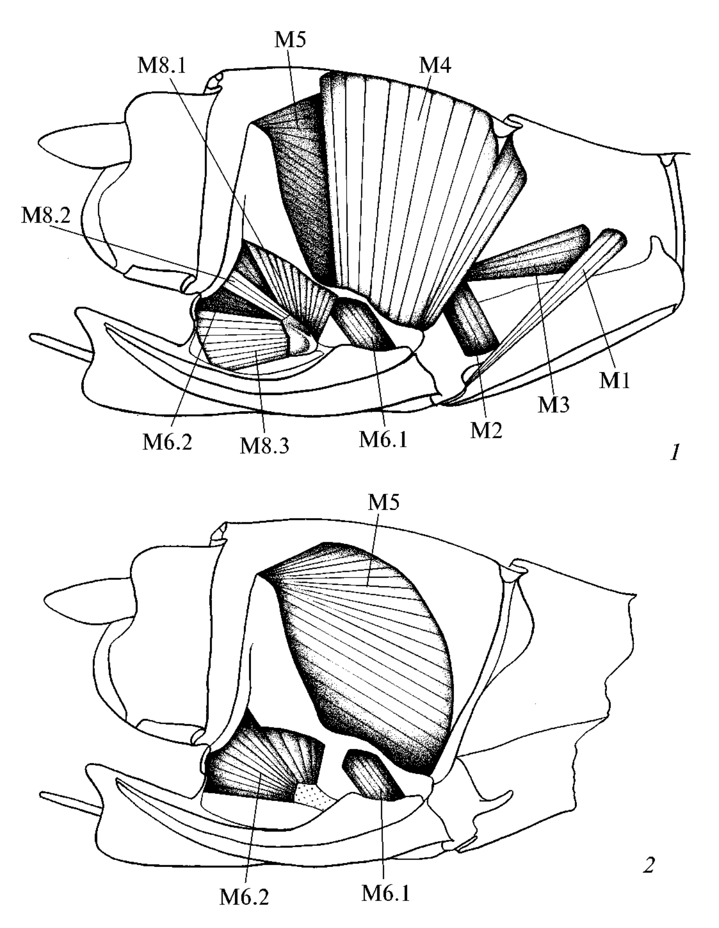


Рис. 9. *P. domina*, мышцы яйцеклада (вид сбоку): *1* — внутренний слой; *2* — внешний слой.

Fig. 9. *P. domina*, muscle organization of the ovipositor (lateral aspect): *1* — medial layer; *2* — lateral layer.

Обсуждение

В литературе имеются многочисленные данные по строению яйцеклада отдельных видов стрекоз (Weele, 1906; Tillyard, 1917; Duncan, 1933 и др.). При этом сравнительно-морфологический подход в таких исследованиях встречается редко. Принято считать морфологию полного яйцеклада стрекоз однообразной, что ограничивает возможность ее использования в филогенетических построениях (Asahina, 1954). Поэтому сравнению подвергали преимущественно общие схемы

скелетно-мышечной организации яйцекладов разной степени редукции (Asahina, 1954; Quentin, 1962; Pfau, 1985, 1991). Результаты первого систематического исследования полного яйцеклада (Quentin, 1962) позволили классифицировать яйцеклады Odonata по форме и месту расположения опорного канта (поверхности брюшка, которой самка опирается на субстрат в момент откладки яиц) и связать морфологические признаки отдельных видов с особенностями откладки яиц.

Сравнение результатов нашего исследования с данными литературы позволяет дополнить список модальностей внешней морфологии полного яйцеклада стрекоз и использовать для анализа характеристики эндоскелета и мышечного оснащения органа (табл. 1).

Как ранее указывал Квентин (Quentin, 1962), у равнокрылых стрекоз опорным кантом служит утолщенный вентродистальный край (карина) латеральных створок, которая чаще всего несет зубцы и волоски. Опорный кант Aeshnidae (Anisoptera) образован зубцами на X сегменте, однако карина латеральных створок также может нести волоски у основания стилей (Pfau, 1985).

По нашим наблюдениям, строение карины и стилей зависит от способа откладки яиц. В частности, наличие больших зубцов на карине *H. alienum* (Megapodagrionidae) и *Ch. parvidens* (Lestidae) обусловлено использованием древесины в качестве субстрата для откладки яиц (Матушкина, Горб, 2000). Вместе с тем признаки мышечной системы яйцеклада в этих группах существенно отличаются.

Форма апикальной части стилей часто отличается у представителей разных групп Zygoptera, иногда даже в пределах одного рода. Верхушка стилей Zygoptera может быть булавовидно расширена или, наоборот, вытянута вентролатерально, лишена волосков или покрыта короткими и/или длинными волосками (рис. 10). У видов Aeshnidae (Anisoptera) апикальная часть стилюса несет пучок длинных волосков. Разнообразие форм верхушек стилей Zygoptera, на наш взгляд, может быть следствием использования для яйцекладки субстратов с различными свойствами. Известно, что стили яйцеклада контролируют расположение яиц в кладках (Matushkina, Gorb, 2001). По нашим наблюдениям, виды, для которых типичными субстратами являются гниющие остатки растений — *Sympecta annulata* (Gorb, 1994), многие Aeshnidae (Quentin, 1962), часто имеют на верхушке стилей волоски. У видов, использующих сравнительно твердые субстраты, верхушка стилюса заострена (виды Lestidae) или шиповидно вытянута — *H. alienum* (Megapodagrionidae).

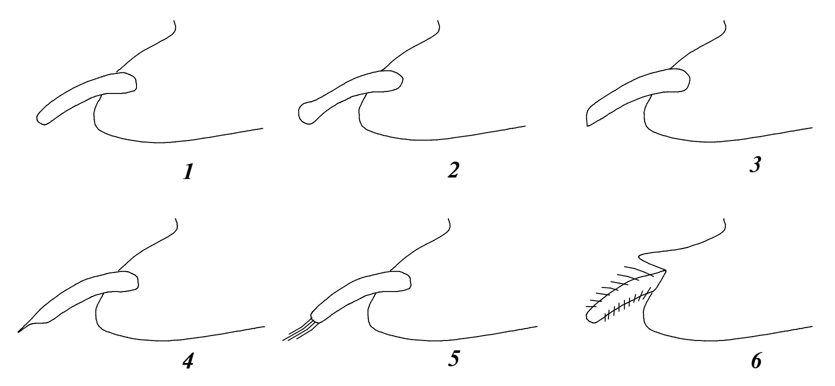


Рис. 10. Расположение волосков и форма верхушки стилюса Zygoptera (схематично): *1* — верхушка стилюса закруглена; *2* — расширена; *3* — заострена; *4* — шиповидно вытянута; *5* — стилюс с дистальным пучком волосков; *6* — волоски на стилюсе расположены рядами.

Fig. 10. Hairment and apical form of the stylus in Zygoptera (schematic): *1* — round apex; *2* — enlarged apex; *3* — sharp apex; *4* — tornform apex; *5* — apical tuft of the hair; *6* — hair rows on the stylus surface.

Таблица 1. Особенности скелетно-мышечной организации яйцеклада (приведены только признаки, по которым найдены отличия у исследованных таксонов)

Table 1. Comparison of the ovipositor characters (only characters, which modalities are different in taxa studied, are given)

Признак / Character	*Calopteryx splendens**	*Bayadera melanopteryx*	*Lestes barbarus**	*Chalcolestes parvidens*	*Heteragrion alienum*	*Enallagma cyathigerum**	*Platycnemis pennipes*	*Palaemnema domina*	*Aeshna mixta**
Экзоскелет / Exoskelet									
1. Скульптура поверхности V1 / Sculpture of the surface of the V1	=	−	+	=	−	±	+	−	−
2. Скульптура поверхности V2 / Sculpture of the surface of the V2	±	+	+	=	+	+	+	=	+
3. Скульптура карины V3: / Sculpture of the carina of the V3									
3.1. Наличие зубцов / Teeth	=	=	+	+	±	=	=	=	−
3.2. Наличие волосков / Hair	+	+	+	+	+	+	+	+	−
3.3. Наличие дистального зубца / Big distal tooth	−	−	+	+	+	−	−	−	−
3.4. Наличие дистального скопления волосков / Distal hair accumulation	~	−	−	−	−	=	=	−	−
4. Наличие выроста на стерните VIII / Processus on the VIIIth sternit	−	−	−	−	−	+	−	−	−
5. Наличие утолщений на стерните X / Cuticular thickening of the Xth sternit	±	±	−	−	−	−	±	−	+
6. Морфология стилюса / Stilus morfology									
6.1. Форма верхушки / Form of the tip	+	+	+	±	=	+	+	+	+
6.2. Наличие волосков / Hair	+	+	+	+	−	+	+	+	±
Эндоскелет / Endoskelet									
7. Наличие медиальных отростков (а) на Lam / Medial processes of the Lam	−	−	+	+	−	−	−	−	−
8. Наличие антериального отростка (с) на проксимальном крае IX сегмента / Anterior processus of the proximal margin of the IXth abdominal segment	−	+	+	+	−	−	−	−	−
9. Форма расширения проксимального края IX сегмента / Form of the widening on the proximal margin of the IXth abdominal segment	±	+	+	+	+	+	±	+	±
10. Степень развития aAp / Degree of development of the aAp	+	−	+	−	+	+	+	+	+
11. Форма pAp / Form of the pAp	+	+	+	+	+	+	+	+	−
12. Форма и относительные размеры Scl / Form and relativ dimensions of the Scl	−	−	−	−	±	−	−	−	+
Мышцы / Muscles									
13. Наличие и степень развития мышцы, дифференциация на пучки / Avaliabment, degree of development and differentiation of the muscle									
M5	+	+	+	+	+	+	+	+	±
M6	+	±	±	±	±	±	±	±	−
M7	+	+	+	+	+	+	+	?	±
M8	+	+	=	+	+	±	=	±	−
14. Место крепления мышцы / Location of the muscle									
M1	+	+	+	+	+	+	+	+	±
M5	+	−	−	=	−	−	−	−	=
M6	+	±	±	=	±	±	±	±	−
M7	+	+	±	+	?	+	+	?	+
M8	+	±	±	±	+	±	−	−	−

* По данным Н. А. Матушкиной и С. Н. Горба (1997).

Примечание			Notes
1, 2	+	наружная поверхность створки покрыта поперечными ребрышками	external surface of the valvae bears transverse ridges;
	±	наружная поверхность створки покрыта поперечными ребрышками и зубцами	external surface of the valvae bears transverse ridges and teeth;
	=	наружная поверхность створки покрыта зубцами	external surface of the valvae bears teeth;
	–	наружная поверхность створки гладкая	external surface of the valvae is smooth;
3.1.	+	присутствуют большие зубцы	present big teeth;
	±	присутствуют большие и мелкие зубцы	present big and small teeth;
	=	присутствуют мелкие зубцы	present small teeth;
	–	зубцы отсутствуют	teeth are absent;
3.2.	+	волоски присутствуют	hair is present;
	–	волоски отсутствуют	hair is absent;
3.3.	+	зубец присутствует	tooth is present;
	–	зубец отсутствует	tooth is absent;
3.4.	=	присутсвует скопление более длинных, чем на остальной карине, волосков	Distal hair accumulation is present;
	~	присутсвует дистальное скопление и ясно отличимый от него пучок волосков	Distal hair accumulation and tuft of the long hair is present
	–	дистальное скопление волосков отсутствует	Distal hair accumulation is absent;
4.	+	вырост есть	processus is present;
	–	выроста нет	processus is absent;
5.	+	дистальный край X сегмента значительно утолщен и покрыт зубцами	Distal margin of the Xth segment is denticulated and heavily sclerotized
	±	на дистальном крае X сегмента есть небольшие утолщенные участки	Distal margin of the Xth segment have separated small heavily sclerotized parts;
	–	утолщений нет	cuticular thickening of the Xth sternit is absent;
6.1.	+	верхушка округлена	round apex;
	±	верхушка заострена	sharp apex;
	=	верхушка шиповидно вытянута	tornform apex;
6.2.	+	волоски расположены неупорядочено или отсутсвуют	hair placed unregular or is absent;
	±	волоски на верхушке стилюса собраны в пучок	apical tuft of the hair;
	–	волоски на поверхности стилюса размещены рядами	hair rows on the stylus surface;
7.	+	отростки есть	processes are present;
	–	отростков нет	processes are absent;
8.	+	отросток есть	processus is present;
	–	отростка нет	processus is absent;
9.	+	расширенная часть вдвое шире других участков	widening is twice as wide to another parts of the margin;
	±	расширение едва заметно	widening is hartly visible;
10.	+	основание апофиза плавно переходит в pAp	basal part of the aAp turn gradually in the pAp;
	–	основания aAp и pAp перекрещиваются	basal parts of aAp and pAp are crossed;
11.	+	апофиз палочковидный (вид сбоку), его ширина от средней части до верхушки почти не изменяется	Palp-like apophysis (lateral aspect);
	–	апофиз треугольный (вид сбоку), его средняя часть значительно шире верхушки	Triangular apophysis (lateral aspect);
12.	+	большой внутренный склерит уплощен с боков	big Scl is compressed laterally;
	±	большой внутренный склерит уплощен в дорсовентральном направлении	big Scl is compressed dorsoventrally;
	–	внутренний склерит небольшой, треугольной формы, уплощен с боков	Small triangular Scl is compressed laterally;
13. M5:	+	м. не разделена на пучки	m. is not separated;
	±	м. разделена на два пучка	m. is separated in the two branches;

M6:	+	м. не разделена на пучки	m. is not separated;
	±	м. разделена на два пучка	m. is separated in the two branches;
	–	м. отсутствует	m. is absent;
M7:	+	м. тонкая	m. is thin;
	±	м. хорошо развита	m. is well developed;
M8:	+	м. средней толщины не разделена на пучки	m. have middle thickness, not separated in branches;
	±	м. разделена на три пучка	m. is separated in the three branches;
	=	м. разделена на два пучка	m. is separated in the two branches;
	–	м. хорошо развита, не разделена на пучки	m. is well developed, not separated in branches;
14. M1:	+	*origo* мышцы — боковая поверхность VIII тергита	*origo* on the lateral surface of VIIIth tergit;
	±	*origo* мышцы — проксимальний край VIII тергита	*origo* on the proximal margin of VIIIth tergit;
M5:	+	*origo* мышцы — верхнебоковая поверхность IX сегмента	*origo* on the dorsolateral surface of Ixth segment;
	–	*origo* пучка — верхнебоковая поверхность и проксимальний край IX сегмента	*origo* of the banch placed on the dorsolateral surface and proximal margin of IXth segmen;
	=	*origo* мышцы — боковая поверхность, вентральный и проксимальний край IX сегмента	*origo* on the lateral surface, vantral and proximal margin of IXth segmen;
M6:	+	*origo* мышцы — нижняя поверхность aAp и боковая поверхность V3	*origo* on the lower surface of the aAp and lateral surface of the V3;
	±	*origo* пучка	*origo* of the branch
M6.2	—	боковая поверхность V3	placed on the lateral surface of the V3;
	=	*origo* пучка M6.2 — нижняя поверхность aAp, боковая поверхность V3 и постстернит IX	*origo* of the branch M6.2 placed on the lower surface of the aAp, lateral surface of the V3 and poststernit IX;
	–	м. отсутствует	m. is absent;
M7:	+	м. крепится к основаниям aAp правой и левой латеральных створок	m. connect the basal parts of the rigth and left aAp;
	±	м. крепится к основаниям pAp правой и левой латеральных створок	m. connect the basal parts of the rigth and left pAp;
M8:	+	*origo* мышцы — тонкая полоса основания pAp над M6	*origo* placed on the thin strip of the basal part of the pAp above M6;
	±	*origo* мышцы — постстернит IX и боковая поверхность V3	*origo* on the poststernit IX and lateral surface of the V3;
	–	*origo* мышцы — основание pAp и боковая поверхность V3	*origo* on the basis of the pAp and lateral surface of the V3

Строение эндоскелета яйцеклада в целом однообразно, за исключением признаков внутреннего склерита, величина которого варьирует от сравнительно небольшой у всех Zygoptera до большой у Aeshnidae (Anisoptera). Размер внутреннего склерита непосредственно связан с развитием яйцекладной мышцы M8, а размеры и форма последней, в свою очередь, коррелируют со строением M6.

Мышечная система полного яйцеклада более консервативна, чем экзоскелет органа. Среди ее признаков основные отличия проявились в присутствии M6, степени развития и дифференциации M6 и M8, дифференциации M5 и степени развития M7.

Первоначальными признаками в строении полного яйцеклада стрекоз мы считаем наличие полного набора недифференцированных (цельных) яйцекладных мышц, выявлено у *Calopteryx splendens* (Zygoptera, Calopterygidae), причем места крепления M6 и M8 к латеральной створке совпадают. яйцеклад Aeshnidae (Anisoptera) формировался путем дифференциации M5 на 2 пучка, гипертрофии M7, редукции M6 и перенесения его функций на M8, которая у этих животных также гипертрофирована.

Яйцекладная мышца M6 у всех других исследованных Zygoptera разделена на несколько пучков. При этом передняя часть M6 всегда сохраняет места прикрепления на медиальной створке и антериальном апофизе латеральной створки. Задняя часть мышцы соединена с медиальной створкой посредством мембранозной связки. Начала обоих пучков M6 у *B. melanopteryx* (Euphaeidae) и *Enallagma cyathigerum* (Coenagrionidae) расположены очень близко, вследствие чего разделение мышцы на пучки слабо выражено. M8 у первого вида цельная, а у второго нечетко разделена на 3 пучка. Представители других семейств имеют четко отграниченные пучки M6. У *H. alienum* (Megapodagrionidae) начала пучков M6 перекрещиваются, что наряду с общей гипертрофией основных яйцекладных мышц является следствием использования сравнительно твердых материалов для откладки яиц. Задняя часть M6 остальных исследованных видов равнокрылых стрекоз отдалена от передней и, в свою очередь, может быть разделена на несколько пучков. Такую картину наблюдаем у Lestidae, причем, по нашим наблюдениям, степень развития и дифференциации заднего пучка M6 положительно коррелирует с твердостью используемых для откладки яиц материалов (Матушкина, Горб, 2000). Своеобразие лестид обнаруживается также в строении эндоскелета. Среди исследованных нами видов только у лестид базальные яйцекладные пластинки имеют медиальные отростки (a), которые гомологичны антериальным апофизам женских гонококситов VIII других насекомых (Smith, 1969).

Общей и специфической чертой в организации системы яйцекладных мышц исследованных видов Platycnemididae и Platystictidae является четкое разделение M8 на несколько пучков. В частности, если у *P. domina* (Platystictidae) M8 состоит из трех пучков — верхнего, среднего и нижнего, из которых средний — наименьший, то у *P. pennipes* (Platycnemididae) в состав M8 входят лишь 2 пучка, места прикрепления которых те же, что и верхнего и нижнего пучков M8 предыдущего вида. Пучки M6 обоих видов настолько отделены друг от друга, что они выглядят отдельными мышцами. Сходство мышечного оснащения яйцеклада обоих видов представляет особый интерес, т. к. для откладки яиц эти стрекозы используют принципиально различные субстраты. Виды Palaemnematinae (Platystictidae) откладывают яйца в сравнительно твердые ткани удаленных от водоема растений (Bechly, 1995), тогда как *P. pennipes* предпочитает относительно мягкие водные и амфибиотические растения (Martens, 1992).

Автор выражает искреннюю признательность С. Н. Горбу (Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена, Украина) за помощь в овладении методикой исследований, а также Хью-цзян Чжу (Hui-gian Zhu, Шанхайский университет, Китай) и Родолфо Новело Гутиерресу (Rodolfo Novelo Gutierrez, Институт экологии, Халапа, Мексика), предоставившим для исследования материал из личных коллекций.

Историческое развитие класса насекомых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. — 1980. — **175**. — С. 1—256.

Матушкина Н. А., Горб С. Н. Классификация эндофитных кладок равнокрылых стрекоз (Odonata, Zygoptera) // Вестн. зоологии. — 2000. — Отд. вып. № 14. — С. 152—159.

Матушкина Н. А., Горб С. Н. Скелетно-мышечная организация яйцеклада эндофитного типа у стрекоз (Odonata) // Вестн. зоологии. — 1997. — **31**, № 5—6. — С. 57—70.

Махотин А. А. К морфологическому значению наружных половых придатков Odonata и Carausius morosus Br. // Зоол. журн. — 1929. — **9**, № 4. — С. 23—84.

Шванвич Б. Н. Курс общей энтомологии. — М. ; Л. : Сов. наука, 1949. — 900 с.

Asahina S. A morphological study of a relic dragonfly Epiophlebia superstes Selys (Odonata, Anisozygoptera) // Japan Soc. Promot. Sci. Tokyo. — 1954. — P. 1—153.

Bechly G. Morphologische Untersuchengen an Fluegelgeader der rezenten Libellen und deren Stammgruppenvertreter (Insecta; Pterogota; Odonata) unter besonder Berucksichtigung der phylogenetischen Systematik und des Grundplanes der Odonata // Petalura. — 1995. — **1**. — S. 1—341.

Corbet P. S. Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata. — Great Horkesley : Harley Books, 1999. — 830 p.

Duncan P. M. The muscles and nerves of the ovipositor of Anax junius (Odonata) // Trans. Amer. Ent. Soc. — 1933. — **59**. — P. 145—157.

Gorb S. N. Central projections of ovipositor sense organs in the damselfly Sympecma annulata (Zygoptera, Lestidae) // J. Morph. — 1994. — **220**, N 2. — P. 139—147.

Martens A. Egg deposition rates and duration of oviposition in Platycnemis pennipes (Pallas) (Insecta, Odonata) // Hydrobiologia. — 1992. — **230**. — P. 63—70.
Matushkina N., Gorb S. Stylus of the odonate endophytic ovipositor: a mechanosensory organ controlling egg positioning // J. Insect Physiol. — 2001. — **48**, N 2. — P. 213—219.
Ogawa H., Kawakami Z., Yamaguchi T. Motor pattern of the stinging response in the honeybee Apis mellifera // J. Exp. Biol. — 1995. — **189**. — P. 39—47.
Pfau H. K. Die eigentumliche Eiablage der Cordulegaser-Weibchen // Natur und Museum. — 1985. — **5**. — S. 77—86.
Pfau H. K. Contributions of functional morphology to the phylogenetic systematics of Odonata // Adv. Odonatol. — 1991. — **5**. — P. 109—141.
Quentin St. D. Der Eilegeapparat der Odonaten // Z. Morph. Okol. Tiere. — 1962. — **51**. — S. 165—189.
Smith E. L. Evolutionary morphology of external insect genitalia. I. Orogon and relationship to other appendages // Ann. Entom. Soc. Am. — 1969. — **62**, N 5. — P. 1051—1079.
Snodgrass R. E. Principles of insect morphology. — New York ; London : McGraw-Hill, 1935. — 667 p.
Tillyard R. J. The biology of dragonflies. — Cambridge : Cambridge University Press, 1917. — 396 p.
Weele H. W. van der. Morphologie und Entwicklung der Gonapophysen der Odonaten // Tijdschr. Ent. — 1906. — **49**. — P. 99—198.